

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 423—432	Bonn, Oktober 1992
--------------------	--------	------	------------	--------------------

Über evolutive Beziehungen zwischen den Brillenvögeln der Gattung *Speirops* (Aves, Zosteropidae) von West-Kamerun und den Inseln im Golf von Guinea

Alfred Feiler & Tilo Nadler

Abstract. Four species of the genus *Speirops* occur in allopatry on three islands in the Gulf of Guinea and on Mt Cameroon. Morphological, biological and ecological characters of all populations have been studied in order to understand their evolutionary history. All four are morphologically well characterized and differ in the morphometric relations of wing, tail and tarsus length. Size relations within species follow the same tendency as the different species could have followed on their phylogenetic way from a hypothetical primitive ancestor. The study of morphological character combinations suggests that all four *Speirops* species form a monophyletic group and may be regarded as members of a super-species.

Key words. Aves, Zosteropidae, *Speirops*, island evolution, Cameroon, Gulf of Guinea.

Einleitung

Eisentrauts Beobachtungen, sein Sammlungsmaterial und besonders seine Publikationen über die Wirbeltiere von Kamerun und Bioko (Fernando Poo) haben in ihrer Komplexität ein faszinierendes Bild über die Faunenentwicklung am Golf von Guinea entstehen lassen und zu weiterer detaillierter Arbeit angeregt. Gegenstand seiner Untersuchungen waren auch die Brillenvögel *Speirops melanocephalus* vom Kamerunberg und *Speirops brunneus* von Bioko, zwei bislang weniger bekannte *Speirops*-Arten der vier auf das Gebiet des Golfs von Guinea beschränkten Angehörigen dieser Gattung. Von *Speirops leucophoeus* der Insel Principe und *Speirops lugubris* von Sao Tome wußten die Ornithologen mehr. Die geringe Materialgrundlage verbesserte insbesondere R. de Naurois (1983) in den siebziger Jahren. Schließlich hatten die Autoren selbst Gelegenheit, während eines zweimaligen bzw. einmaligen mehrwöchigen Aufenthaltes auf Sao Tome *Speirops lugubris* zu beobachten und Daten zu sammeln. Es stellt sich die Frage nach Herkunft und Verwandtschaft der vier *Speirops*-Formen.

Eine Sichtung der Literatur ergibt dazu verschiedene Standpunkte. Stresemann (1948) erwähnt anhand eines Exemplares von *Speirops brunneus* die deutliche Abweichung dieser Form von den anderen drei und nimmt sie aus der Gattung *Speirops* heraus. Amadon (1953) bleibt bei vier *Speirops*-Formen und sieht eine Erklärung für ihre Verschiedenheit in dem Trend zur Divergenz bei Inseln. Später gibt es sogar Überlegungen im Hinblick auf einen der seltenen Fälle, in welchem eine Besiedelung des Festlandes von einer Insel aus erfolgt sein könnte (Amadon & Basilio 1957). Bekanntermaßen stehen sich *S. melanocephalus* und *S. lugubris* morphologisch so nahe, daß sie auch als Rassen einer Art geführt werden. Auch Moreau (1957) mangelte es für seine Revision an ausreichendem Material von *S. brunneus*. Er sieht

in dieser Form in Bezug auf die Schwanz-Flügel-Relation von 82 % eine Extremform, auch im Vergleich zu dem kurzschwänzigen *S. lugubris*, wobei er leider mit dem Wert von 61,8 % einem Irrtum unterliegt, der auch sein Übersichtsgeogramm betrifft. Für ihn ist *S. lugubris* konspezifisch mit *S. melanocephalus*. Nach Moreau sind *S. brunneus* und *S. leucophoeus* in verschiedenen Linien von den zwei übrigen *Speirops* abgeleitete Formen. Er spricht von zwei verschiedenen Besiedelungen der Inseln durch Zosteropiden: Festland—Insel und Insel—Insel, wobei offenbleibt, welche Inselform direkt von der Festlandsform und welche von einer anderen Inselform abstammt.

Eisentraut (1968, 1973) findet wesentlich mehr Gemeinsamkeiten zwischen *S. melanocephalus* und *S. brunneus* als Stresemann (1948) und geht auch von vier *Speirops*-Formen aus.

Wir ordnen aufgrund vieler, in obiger Literatur ausgewiesener Gemeinsamkeiten die vier Formen ebenfalls der Gattung *Speirops* zu, stellen aber erneut die Frage nach Verbindendem und Trennendem, nach dem Gang der Evolutionsprozesse in dieser Gattung. Leider müssen wir uns weitgehend auf morphologische Befunde beschränken, da anderes Material (z. B. Angaben zur Fortpflanzungsbiologie und Stimmenaufnahmen) nur in geringem Umfang zur Verfügung steht.

Material und Methode

Grundlage der morphologischen Betrachtungen ist foldendes Balgmaterial: 13 Ex. *S. melanocephalus*, 11 Ex. *S. brunneus*, 10 Ex. *S. leucophoeus*, 36 Ex. *S. lugubris*. Die Stücke stammen vom Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, vom Zoologischen Museum Berlin, vom Naturkundemuseum Stuttgart und vom Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. Wir danken Frau Dr. R. van den Elzen, Bonn, und den Herren Dr. G. Mauersberger, Berlin, Dr. C. König, Stuttgart, sowie S. Eck, Dresden, für die Materialbereitstellung. Herrn S. Eck danken wir auch für die Diskussion kritischer Fragen und Herrn A. Lippert, Meißen, für die Anfertigung der Farbtafel.

Gemessen wurde: Flügellänge mit Anschlaglineal am zusammengelegten Flügel vom Flügelbug bis zum Ende der längsten Handschwinge (kein Maximalmaß, Flügel bleibt beim Messen am Körper); Schwanzlänge mit Stechzirkel vom Austritt der Spulen aus der Haut bis zum Ende der längsten Schwanzfeder; Flügelspitze mit Schublehre am zusammengelegten Flügel, vom Ende der längsten Armschwinge bis zum Ende der längsten Handschwinge; Lauflänge mit Schublehre unter dem Binokular, von einer leichten Einbuchtung unterhalb des oberen Tarso-Metatarsalgelenkes bis zum Ende des zweiten kleinen Schildes vor den Zehen; Schnabellänge mit Schublehre vom Federansatz der Stirn bis zur Schnabelspitze.

Die Angaben zur Färbung der Hornteile und der Iris, zum Gewicht, Mauserzustand und zur Gonadenentwicklung stammen von den Etikettnotizen bzw. von eigenen Felduntersuchungen (*S. lugubris*).

Ergebnisse und Diskussion

Der Übersicht bei Moreau (1957) über Färbung und Zeichnung der *Speirops*-Formen sowie den wesentlichen Ergänzungen durch Eisentraut (1968) ist wenig hinzuzufügen. Zur Ähnlichkeit der Gesamtfärbung von *S. melanocephalus* und *S. lugubris*, die von den genannten Autoren und auch anderen beschrieben worden ist, kommt die olivgrüne Farbtonung, die beiden Formen eigen ist, bei der letztgenannten intensiver. Allerdings ist zu bemerken, daß Eisentraut einen *S. melanocephalus* (ZFMK 61 179) in etwa 3000 m Höhe gesammelt hat, der durch seine durchweg viel grauere Färbung,

die hellere Kehle und einen kürzeren Schnabel, gegenüber den in niederen Lagen gesammelten Exemplaren auffällt.

In Bezug auf die extrem helle Gesamtfärbung von *S. leucophoeus*, die ihn auf den ersten Blick von den übrigen *Speirops*-Formen so deutlich abhebt, ist zu erwähnen, daß der weißliche Kopf nur der Eindruck des helleren Federoberteiles ist. Die Federn sind am Grunde grau. Ein Jungvogel (ZFMK 73482) hat eine bräunlich-weiße Kopfplatte, bei adulten Tieren ist die Kopfplatte nur angedeutet, aber immer zu erkennen. Alle vier Formen haben eine helle Befiederung des Metatarsalgelenkes, die bei *S. brunneus* am wenigsten auffällt. Bemerkenswert ist die braune Unterflügelhärfärbung von *S. brunneus*, bei allen anderen Formen ist sie weiß bis bräunlich-weiß.

Die Läufe und Füße von *S. melanocephalus* und *S. lugubris* sind mehr oder weniger hell-hornfarben, bei den anderen zwei Formen dunkler, insbesondere die Füße, wobei die gelben Zehenunterseiten bei *S. leucophoeus* auffällig sind. Die Irisfarben sind bei *S. melanocephalus* blaßgelb, bzw. weißgelblich, bei *S. brunneus* hellbraun, bei *S. leucophoeus* braun (hier nach Finsch 1901, da Etikettnotizen fehlen), bei *S. lugubris* rotbraun, braun oder dunkelbraun. *S. melanocephalus* hebt sich durch die helle Irisfarbe von den anderen Formen ab.

Tabelle 1: Mauerzustand und Gonadenentwicklung der *Speirops*-Arten.

Art	untersuchte Exemplare		mausernde Exemplare				Gonadenentwicklung			
	Anzahl	Monat	Großgefieder		Klein-gefieder		stark		schwach	
			♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>S. melanocephalus</i>	4	Februar	—	—	—	—	—	—	1	1
	1	März	—	—	—	—	—	—	1	—
	7	April	—	1	—	1	—	—	—	—
<i>S. brunneus</i>	1	November	—	—	—	1	—	—	—	—
	1	Januar	—	—	—	—	—	—	—	—
	6	Oktober	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. leucophoeus</i>	4	Dezember	—	—	—	2	—	—	—	—
	3	Februar	—	—	—	1	—	—	—	—
	1	April	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>S. lugubris</i>	2	Juni	1	—	—	—	—	—	—	—
	2	Juli	1	—	—	1	—	—	—	—
	1	August	—	—	—	—	—	—	—	—
	1	Februar	—	1	—	—	1	—	—	—
	2	März	—	—	—	2	1	—	—	—
	6	Juni	5	—	3	1	—	1	—	—
<i>S. lugubris</i>	10	Juli	—	—	—	1	1	—	—	—
	2	August	—	—	—	—	—	—	—	—
	1	September	—	—	—	1	—	—	—	—

Tabelle 2: Verteilung der Schwingenformeln bei den *Speirops*-Arten

Art	Anzahl der Ex. bei jeweiliger Schwingenformel				
	9.=2.	9.=3.	9.≥4.	9.≥5.	9.≥6.
<i>S. melanocephalus</i>	1	5	3	2	—
<i>S. brunneus</i>	—	1	5	4	—
<i>S. leucophoeus</i>	—	—	1	4	1
<i>S. lugubris</i>	—	—	6	15	5

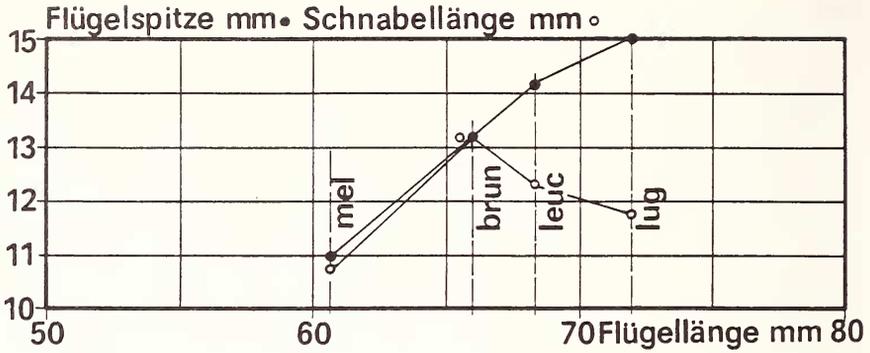


Abb. 1: Korrelation von Flügel Spitze und Schnabellänge zu Flügelänge der *Speirops*-Arten.

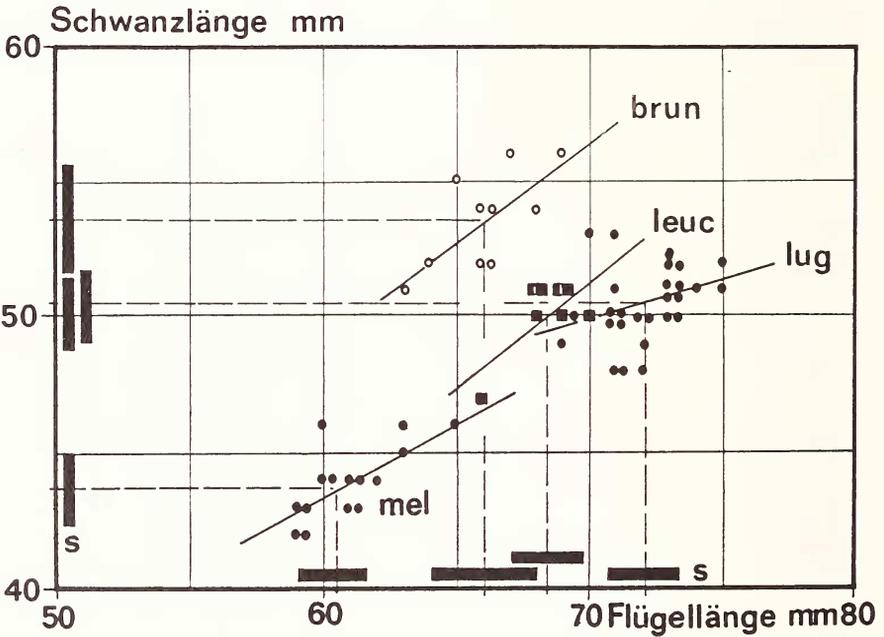


Abb. 2: Korrelation von Schwanzlänge zu Flügelänge der *Speirops*-Arten. (s = Standardabweichung).

S. brunneus hat gegenüber den anderen drei *Speirops*-Arten, deren Schnabelgrößen und -formen sich annähernd gleichen, einen längeren, pfriemenförmigen Schnabel.

Bemerkenswert ist, daß zwei Formen, nämlich *S. melanocephalus* und *S. brunneus*, ausgesprochene Bewohner höherer Berglagen sind. Hier erscheint die Feststellung bei Eisentraut (1982) wichtig, daß ersterer dort tiefer geht, wo Schläge den Wald aufgelockert haben. Beide Formen wurden auch auf den Hochsavannen beobachtet. Frag-

lich ist, ob nicht auch der Mensch die Höhenverbreitung von *S. lugubris* auf Sao Tome beeinflußt hat, wo die Form von der Niederung bis in die höchsten Berglagen vorkommt. Hat vielleicht das ursprüngliche Savannengebiet nicht auch schon immer deren Lebensansprüchen genügt? Wir haben ihn jedenfalls im dichten Niederungsregenwald seltener angetroffen. Auf Sao Tome bietet also ein Trockengebiet im Lee der Berge genauso Lebensmöglichkeiten wie ein Feuchtgebiet mit der zehnfachen Niederschlagsmenge. Die Vorfahren von *S. leucophoeus* haben von Anfang an auf Principe keine höheren Berglagen vorgefunden, er lebt dort offenbar in allen Höhen. Stresemann (1931: 204) schreibt, allerdings bezogen auf indo-australische Zosteropiden, daß „die ökologische Valenz sich innerhalb desselben Formenkreises ändert (letztes Wort nachgestellt), z. B. in der Weise, daß Hochgebirgsformen sich an Bedingungen des Tieflandes anpassen.“

Mauserverhältnisse und Gonadenentwicklung sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Angaben bieten selbstverständlich kein repräsentatives Bild, da die Ergebnisse von den Zeiten der Sammelreisen abhängen. Man bekommt jedoch den Eindruck, daß mit Fortpflanzung während des ganzen Jahres zu rechnen ist. *S. leucophoeus* und *S. lugubris* zeigen keine Unterschiede. Atkinson et al. (1991) beobachteten *S. lugubris* im Dezember mit Nistmaterial.

Der Flügelbau der vier *Speirops*-Arten weist von der kleinsten bis zur größten Art einen kontinuierlichen Gestaltwandel auf. Entsprechend der Schwingenformel (Tabelle 2) bilden die Handschwingen von *S. melanocephalus* den rundesten Flügel. Mit zunehmender Flügellänge über *S. brunneus*, *S. leucophoeus* bis *S. lugubris* werden die Flügel auch spitzer. Die Flügelspitze nimmt mit der Vergrößerung der Flügel ebenfalls kontinuierlich zu (Abb. 1). Diese relative Verkürzung der Handschwingen ergibt mit zunehmender Flügellänge einen schmaleren Flügel.

Die morphometrischen Daten der 4 *Speirops*-Arten offenbaren einige interessante Zusammenhänge. Von besonderem Interesse für vergleichende Betrachtungen sind dabei die Maße von Flügellänge, Schwanzlänge und Lauflänge.¹ Die Schnabellängen zeigen innerhalb der Gattung ebenfalls deutliche Unterschiede (Abb. 1), sind aber zum einen durch die geringeren Absolutwerte und zum anderen durch stark unterschiedliches Wachstum bzw. durch Abnutzung der Hornscheiden mit größeren Fehlern behaftet und somit weniger für gesicherte Vergleiche geeignet.

Die Maßverhältnisse von Schwanz- und Flügellänge (Abb. 2) und Lauf- und Flügellänge (Abb. 3) zeigen deutliche Unterschiede zwischen den Arten. Dies betrifft sowohl die Absolutwerte der Meßgrößen als auch den Anstieg der Regressionsgeraden.² Diese Unterschiede werden bei den auf die Flügellänge bezogenen Größen (Schwanz-Flügel-Verhältnis; Lauf-Flügel-Verhältnis) noch klarer (Abb. 4).

Innerhalb der Arten weisen mit zunehmender Flügellänge *S. lugubris* eine geringere Zunahme der Schwanzlänge auf, *S. brunneus* und *S. leucophoeus* eine größere — und annähernd gleiche — während *S. melanocephalus* dazwischen liegt (Abb. 2).

¹ Die Meßwerte aller Meßgrößen sind normalverteilt.

Die Prüfung und Auswertung erfolgte graphisch mittels Wahrscheinlichkeitspapier und mit Hilfe von Normalscores.

² Die Abhängigkeit der Maße der Schwanzlängen ist statistisch gesichert. Der Korrelationskoeffizient liegt über den tabellierten Zufallhöchstwerten der Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %.

Die Abhängigkeit der Maße der Lauflängen konnte statistisch nicht gesichert werden, doch weisen die Regressionsgeraden gleichsinnig einen negativen bzw. nahezu keinen (*S. lugubris*) Anstieg auf, was für eine Aussage zur Tendenz ausreichend ist.

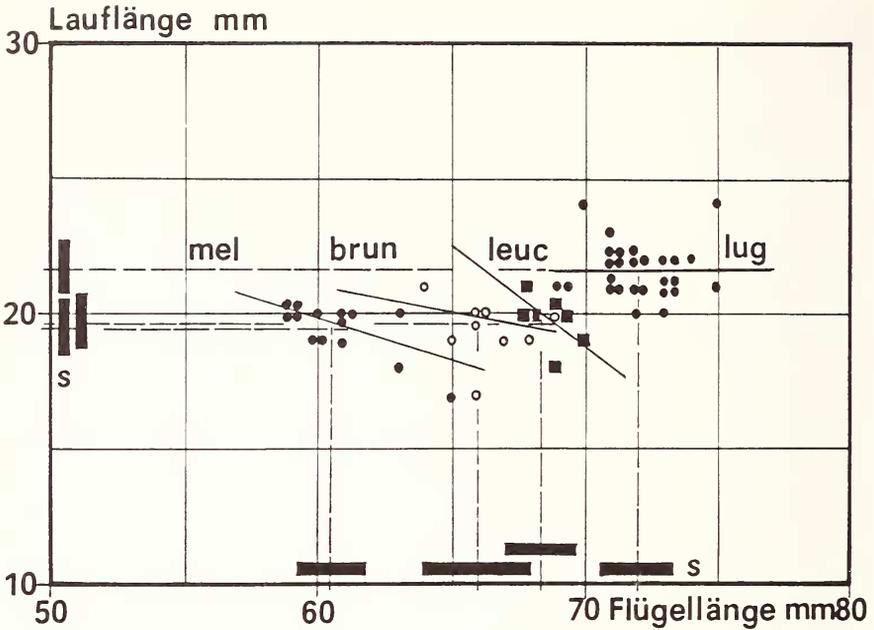


Abb. 3: Korrelation von Lauflänge zu Flügelänge der *Speirops*-Arten (s = Standardabweichung).

Innerhalb der Gattung wiederholt sich mit dem Schwanz-Flügel-Verhältnis ein ähnliches Bild (Abb. 3). Den niedrigsten Wert hat *S. lugubris*, darüber liegt *S. melanocephalus*, und höhere Werte haben *S. leucophoeus* und *S. brunneus*.

Auch Relationen der Lauflänge innerhalb der Art und deren maßliche Stellung in der Gattung zeigen Zusammenhänge. Obwohl hier der Zusammenhang zwischen Anstieg der Regressionsgeraden und Lauf-Flügel-Verhältnis nicht so eng ist, läßt sich die Tendenz eindeutig erkennen. Der negative Anstieg der Regressionsgeraden von *S. brunneus* und *S. leucophoeus* spiegelt sich in den niedrigen Lauf-Flügel-Verhältnissen wider, während *S. lugubris* mit der nahezu anstiegslosen Regressionsgeraden auch ein höheres Lauf-Flügel-Verhältnis aufweist. Diese Zusammenhänge lassen sich recht zwanglos erklären:

Mit der Besiedelung der Inseln durch eine Gründerpopulation, die bei den standorttreuen Brillenvögeln sicher nicht sehr individuenreich war, gelangten nur bestimmte und mehr oder weniger zufällige, dem Genpool der Ursprungsart entstammende, genetisch fixierte Merkmalskombinationen mit ihren Trägern in die Isolation.

Je kleiner eine Gründerpopulation ist, desto größer ist jedoch der Betrag der Unbestimmtheit in der Entwicklung (Mayr 1967). Experimentell wurde dies bereits schon von Dobzhansky & Pavlovsky (1957) nachgewiesen.

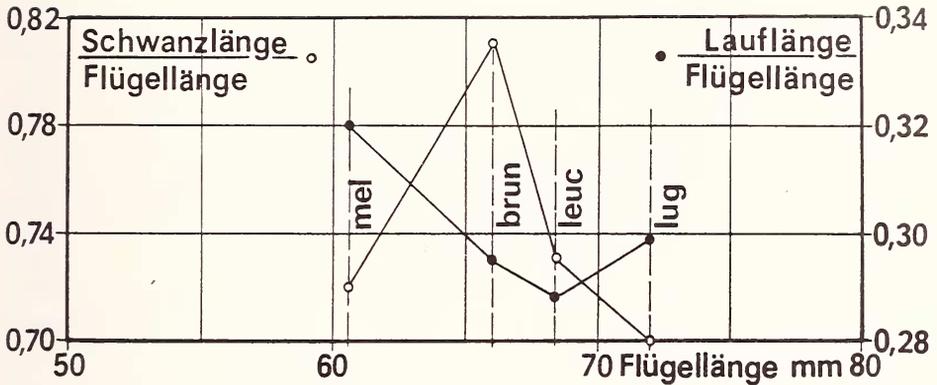


Abb. 4: Korrelation von Schwanz-Flügel-Verhältnis und Lauf-Flügel-Verhältnis zu Flügelänge der *Speirops*-Arten.

Jede Gründerpopulation hatte damit ihr eigenes und von den anderen verschiedenes „Entwicklungsprogramm“. Das betrifft sowohl Farbkombinationen wie auch Größenrelationen. Ein starker Selektionsdruck, der Entwicklungen kanalisieren könnte, ist bei diesen sehr ähnlichen ökologischen Verhältnissen auf den Inseln kaum anzunehmen.

Jede Inselpopulation hatte schließlich die ihr eigene Korrelation der Maße, die sich im Anstieg der Regressionsgeraden darstellt. So ging bzw. geht beispielsweise eine Vergrößerung der Flügel in der Population auf Sao Tome (*S. lugubris*) einher mit einer geringeren Verlängerung des Schwanzes als in der Population von Principe (*S. leucophoeus*) (Abb. 2).

Die morphologischen Veränderungen der Inselpopulationen gegenüber der Ursprungsform erfolgten offenbar in der Richtung, die jetzt noch in den Maßkorrelationen der einzelnen Populationen erkennbar sind. Die Lage der Regressionsgeraden läßt damit auch den Schluß zu, daß die Ursprungsform eine geringe Größe hatte und die Differenzierung auf dem Wege der Vergrößerung der Inselformen erfolgte. Daß *S. melanocephalus* auf dem Kontinent die kleinste Art ist, würde diese Hypothese stützen.

Betrachtet man die Diagramme unter der Annahme, daß die Ursprungsform aller *Speirops*-Arten die Proportionen der Festlandart *S. melanocephalus* aufwies, läßt sich die Abb. 4 einleuchtend interpretieren. Besonders deutlich werden die Zusammenhänge auch durch den positiven Anstieg der Regressionsgeraden bei Schwanz- und Flügelänge und den negativen bei Lauf- und Flügelänge. Es sind zufällig zwei gegensätzlich gerichtete Tendenzen der Merkmalskombinationen, die sich aber harmonisch in das Bild einfügen. Scheinbar nicht in diese Konzeption paßt der Anstieg der Regressionsgeraden der Schwanz- und Flügelänge bei *S. brunneus* (Abb. 2). Er müßte steiler verlaufen, da das Verhältnis Schwanz-Flügelänge innerhalb der Gattung am höchsten ist.

Beachtet man jedoch, daß Schwanz- und Flügellänge dieser Art eine wesentlich größere Standardabweichung und damit auch einen deutlich höheren Variationskoeffizienten aufweisen, ist dieses Schwanz-Flügel-Verhältnis durchaus erklärlich. Die Ursache dieser größeren Variationsbreite könnte eine Merkmalseigenschaft sein, die die Gründerpopulation mitgebracht hat. Denkbar wäre aber auch, daß diese dem Festland am nächsten liegende Insel am häufigsten Vögel vom Kontinent erreichten, wodurch sich eine größere Variationsbreite dieser Maße einstellte. Beispiele einer Vergrößerung der Variationsbreite bei Vermischung differenzierter Formen sind bekannt (Mayr 1967).

Die Standardabweichung der Lauflänge von *S. brunneus* stimmt mit der der übrigen Arten überein, und hier fügt sich diese Art auch gut in das Bild der Gattung (Abb. 4).

Die Tendenz der Laufverkürzung bei zunehmender Flügellänge zeigt bereits *S. melanocephalus* als postulierte Ausgangsform. Die größeren Formen haben dann auch tatsächlich ein niedrigeres Lauf-Flügel-Verhältnis (Abb. 4). Innerhalb der Art *S. lugubris* findet keine Laufverkürzung mit zunehmender Flügellänge statt (Anstieg der Regressionsgerade ≈ 0), was sich wiederum in einem höheren Lauf-Flügel-Verhältnis ausdrückt (Abb. 4).

Für die Gattung *Speirops* zeigt sich damit, daß hier eine nichtadaptive Radiation stattgefunden hat, wobei die Entwicklungsrichtung der deutlichsten und am leichtesten zu erfassenden morphometrischen Maße der einzelnen Formen in den Korrelationsverhältnissen zu erkennen sind. Gleiche Prinzipien mögen für die farbliche Differenzierung Gültigkeit haben, was jedoch aufgrund der Meßbarkeit wesentlich schwieriger nachzuweisen sein dürfte. Es entsteht jedoch der Eindruck, daß zwischen Färbung und Morphometrie eine pleiotrope Genwirkung besteht.

Der Ähnlichkeit in den Proportionen zwischen *S. melanocephalus* und *S. lugubris* entspricht auch die farbliche Nähe, während *S. brunneus* und *S. leucophoeus* mit teilweise größeren Proportionsverschiebungen auch farblich deutlicher von *S. melanocephalus* verschieden sind. Diese Sicht würde die Auffassungen von Eisentraut (1968) bestätigen, daß die Unterschiede der 4 Formen nicht prinzipieller, sondern nur gradueller Art sind.

Bei den Zosteropidae lassen sich innerhalb der Formen möglicherweise besonders gut phylogenetische Entwicklungstrends verfolgen, nach denen sich diese von einer Ursprungsform differenziert haben. Die Brillenvögel neigen offenbar zur Speziation. In kleinen Arealen, insbesondere auf Inseln, oft nur durch unbedeutend erscheinende Schranken wenige Kilometer breiter Meeresarme getrennt, haben sie unterscheidbare Formen gebildet (Mayr 1942). Ein wesentlicher äußerer Faktor sind die oft gleichartigen ökologischen Bedingungen bei benachbarten Formen, die eine

Abb. 5: Die vier *Speirops*-Arten im Gebiet des Golf von Guinea; von oben nach unten:
S. melanocephalus vom Kamerunberg,
S. brunneus der Insel Bioko,
S. leucophoeus der Insel Principe und
S. lugubris der Insel Sao Tome.



nichtadaptive Radiation ohne formenden Selektionsdruck ermöglichen. Es scheint lohnenswert, ähnliche Gruppen zu untersuchen, um zu ermitteln, ob hier regelhafte Abläufe vorliegen.

Zusammenfassung

Die vier Arten der Gattung *Speirops* sind allopatrisch über 3 Inseln im Golf von Guinea und den Kamerunberg verbreitet. Sie sind morphologisch gut differenziert. Auch die morphometrischen Verhältnisse von Flügel-, Schwanz- und Lauflängen der Arten sind verschieden. Diese Größenrelationen innerhalb der Arten — im Rahmen ihrer Variationsbreiten — zeigen die gleichen Tendenzen, die die jeweiligen Arten auf dem phylogenetischen Weg der Differenzierung von einer Ursprungsform zurückgelegt haben könnten. Die morphologischen Merkmalskombinationen legen den Schluß nahe, daß es sich bei den *Speirops*-Arten um eine monophyletische Gruppe handelt, deren Arten zu einer Superspezies zusammengefaßt werden können.

Literatur

- Amadon, D. (1953): Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 100: 399–458.
- Amadon, D. & A. Basilio (1957): Notes on the birds of Fernando Poo Island, Spanish Equatorial Africa. — Am. Mus. Novit. 1846: 1–7.
- Atkinson, P., N. Peet & J. Alexander (1991): The status and conservation of the endemic birds species of Sao Tome and Principe, West Africa. — Bird Conservation International 1: 255–282.
- Dobzhansky, T. & O. Pavlovsky (1957): An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. — Evolution 11: 311–319.
- Eisentraut, M. (1968): Beitrag zur Vogelfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 49–68.
- Eisentraut, M. (1970): Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau in Wissenschaft und Technik 3: 70–75.
- Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1–428, 3 Taf.
- Eisentraut, M. (1982): Im Schatten des Mongo-ma-loba. — B. Busse, Bonn.
- Finsch, O. (1901): Zosteropidae. — Das Tierreich, 15. Lief., Friedländer & Sohn, Berlin.
- Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. — Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. — P. Parey, Hamburg und Berlin.
- Mayr, E. & R. J. O'Hara (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. — Evolution 40: 55–67.
- Mees, G. F. (1957): A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part I). — Zool. Verhandl. 35: 1–204.
- Mees, G. F. (1961): A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part II). — Zool. Verhandl. 50: 1–168.
- Naurois, R. de (1983): Les oiseaux reproducteurs des îles de Sao Tome et Principe: Liste systematique commentee et indications zoogeographiques. — Bonn. zool. Beitr. 34: 129–148.
- Stresemann, E. (1948): A small contribution to the ornithology of Fernando Po. — Ibis 90: 334–335.
- Stresemann, E. (1931): Die Zosteropiden der indoaustralischen Region. — Mitt. zool. Mus. Berlin 17: 201–238.

Dr. Alfred Feiler, Staatliches Museum für Tierkunde, Augustusstraße 2, O-8010 Dresden; Tilo Nadler, Langobardenstraße 98, O-8010 Dresden.